ウヅキコモリグモの卵嚢除去による産卵の促進

吉倉 真
熊本大学 理学部 生物学教室

城田 五郎
熊本県球磨郡山江村屋形小学校

近藤 照義
九州大学 農学部 動物学教室

Synopsis

YOSHIKURA, Makoto (Department of Biology, Faculty of Science, Kumamoto University, Japan), Goro SHIROTA (Yagata Elementary School, Yamae-mura, Kuma-gun, Kumamoto-ken, Japan) and Teruyoshi KONDO (Zoological Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Japan): Acceleration of oviposition by removing the egg sac in *Pardosa T-insignita* (Araneae: Lycosidae). *Acta arachnol.*, **27** (Special number): 199–208 (1977).

In Kyushu *Pardosa T-insignita* lays eggs in spring and autumn. However, when the egg sac was removed after 1 or 2 days after oviposition, the 2nd oviposition occurred within the period of 3 to 4 weeks. Number of eggs was about 50 in the 1st and about 33 in the 2nd.

In the ovaries just after the 1st oviposition, there were about 150 auxocytes of different sizes. Each of them was attached to the outside of the ovary by a solid funiculus. At the end of 4 weeks after oviposition, in case of keeping the egg sac intact, the largest auxocytes measured about 184 μ in diameter in some individuals; whereas, in case of removing the egg sac after 1 or 2 days after oviposition, the development of the stored auxocytes proceeded rapidly and in some individuals they reached the maximum size of about 476 μ in diameter. Ovulation occurred when the eggs were about 450 μ in diameter.

Germinal vesicle was about 33 μ in diameter in the auxocyte of the diameter of about 40 μ. With development of auxocytes, the germinal vesicles also increased in size. The maximum size of them was about 67 μ in diameter in mature eggs. Yolk nucleus was about 23 μ in diameter when the auxocytes were about 70 to 90 μ in diameter. The size of it remained almost unchanged until ovulation. Yolk granules were formed when the auxocytes reached the size of about 150 μ in diameter. The maximum size of them was about 56 μ in diameter in the eggs deposited.

緒　言

ウヅキコモリグモ (*Pardosa T-insignita*) の産卵期は，九州では春秋２回である．３月ごろから暖かい日，野外で活動している成体を見るが，産卵の始まるのは概ね４月からで，４月下旬から５月中旬にかけてがその最盛期である．そのころになると，卵嚢を着けて走り回っているものを多数見ることができる．

7月上旬から8月中旬までは，卵嚢を持っているものをほとんど見ない．しかしその後になると，また卵嚢を持っているものを見るようになり，それは10月上旬まで続く．

ところで春，産卵後一両日中に，クモの保持する卵嚢を取り去ると，日ならずして再び産卵するようになる．その機構についての詳しい研究はまだなされていない．筆者らはそれについて，まず卵嚢除去により卵の成長がどのように促進されるか，その過程について調べてみた．ここにその結果を報告する．

材料及び方法

産卵前後のウヅキコモリグモを，4月上旬から10月下旬（1975）まで，毎月，熊本大学構内及びその付近の白川堤防上の草原から採集した．研究に用いたクモの総数は約270である．

採集したクモを直径 9 cm のシャーレに1匹ずつ入れ，室内で飼育した．室温の調節はしていない．シャーレにはよく水洗した砂を敷き，その一隅に水をよくしませた脱脂綿を置いて，それから水を飲ませるようにした．餌としては，野外で採集した小昆虫を数匹，毎日あるいは1日おきに与えた．

実験群として　(1) 産卵後1日に卵嚢を除去し，産卵後6日，12日，26-30日（すなわち子グモが卵嚢を出る都度）に，それぞれ十数匹を固定．(2) 産卵後2日に卵嚢を除去し，産卵後26-30日に十数匹を固定．(3) 産卵後6日に卵嚢を除去し，産卵後26-30日に十数匹を固定．(4) 産卵後12日に卵嚢を除去し，産卵後26-30日に十数匹を固定．対照として産卵後卵嚢を着けたままのものを，産卵後1日，2日，6日，12日，26-30日に，それぞれ十数匹を固定．これらをみな卵巣組織の調査材料にした．

因みにこのクモの発生を調べてみると，4月上旬から5月中旬ごろまでは，産卵後2日で胞胚細胞層が形成され，3日で二次肥厚の移動が起る．6日で腹部分節が完了し，8日で反転が起る．12-13日で孵化，26日ごろから脱皮した子グモは卵嚢を出て母体上にのぼる．子グモが独立生活を始めるようになるのは，孵化後約4週間である．

5月下旬以降になると発生は速まり，孵化後約3週間で子グモは独立生活に入る．従って卵嚢を着けているクモを採集してきても，卵嚢内の卵の発生状態をみれば，そのクモが何時産卵したか，容易に推定することができる．

組織の固定にはアルコール・ブアン液を用いた．染色にはデラフィールドのヘマトキシリン，あるいはマイヤーの酸性ヘマラウンとエオシンを用いた．しかしアザン染色を行なったこともある．

卵細胞，卵核胞，卵黄核，卵黄粒などの測定にあたっては，その個体にみられる最大の卵細胞を5個選びだし，それぞれについて長径（A）および短径（B）を計り，便宜上 (A+B)/2 をもってそれらの直径とした．ここにあげた測定値は，それら5個の測定値を平均したものである．

結　　果

1.　卵嚢除去による産卵の促進

産卵後一両日中に卵嚢を除去すると，間もなく再び産卵するようになる．それについての19個体の記録を表1に示す．

この表をみると，No. 193 は例外として，多くの場合卵嚢除去後3週間ほどで再度産卵していることが分かる．初回の産卵数は平均約50個，次回のそれは約33個である．この場合，初めの産卵と次の産卵との日数間隔を調べてみると，4月下旬から5月中旬までは15-26日，平均20.64日（14例）だが，6月中旬では14-17日，平均15.33日（3例）となっている．例数が少ないのではっきりしたことは言え

表1 卵嚢除去により再度産卵したものの記録

個体番号	最初の産卵日	卵数	卵嚢除去の時期	次の産卵日	卵数	最初の産卵と次の産卵との間隔
	月 日		産卵後	月 日		
11	4 26	?	1日	5 15	?	19日
12	〃	41	〃	5 18	28	22
14	〃	?	〃	5 22	?	26
51	5 2	61	2	5 26	26	24
52	5 3	54	1	5 19	37	16
54	〃	?	〃	5 26	?	23
55	〃	52	〃	5 18	47	15
56	〃	59	2	5 22	?	19
57	5 4	51	1	5 24	34	20
58	〃	?	〃	5 26	?	22
64	〃	39	2	〃	24	22
68	5 5	38	〃	5 27	25	22
82	5 10	38	1	5 29	31	19
95	5 12	41	2	6 1	49	20
160	6 9	61	1	6 23	?	14
169	6 10	69	〃	6 25	?	15
174	6 12	41	〃	6 29	?	17
193	6 26	?	〃	8 17	?	52
241	9 5	?	〃	9 16	?	11

ないが，気候が暖かくなれば再度産卵までの日数が短縮されるのではないかと思われる．

なお産卵後一両日中に卵嚢を除去することにより，4－6月間に3回産卵させた例がある．4月24日(1976)採集した1個体が4月28日に産卵（卵数59），次いで5月28日に産卵（卵数19），さらに6月21日に産卵（卵数15）した．

2. 卵嚢保持個体における卵巣卵の成長

卵嚢を取り去った個体においては，卵巣卵の成長はどのように促進されるか．それを知るためにはまず卵嚢保持個体における卵巣卵の成長について調べてみなければならない．

排卵後卵巣腔は大きく拡がり，そこに排卵された卵がいっぱいつまっている（図1）．卵巣壁は極めて薄い．産卵後には卵巣壁は著しく収縮して厚くなり，またひだおれしている（図2）．所々に排卵後著しくしぼみ，その壁の肥厚した卵胞がみえ，また排卵せずに退化した卵細胞，種々の成長段階にあるやや大きい卵細胞なども少なからずみられる．

卵細胞は卵母細胞として直径 40 μ 位までは生殖上皮内にあるが，直径 45 μ 程度になると生殖上皮から外方へくびり出され，卵緒によりそれとつながるようになる．以後肥大卵母細胞（増大母細胞）として次第に成長していく．

産卵後1日，卵緒によりつながっている卵細胞の数を調べてみたら平均約150個あり，それらのうち最大のものは直径約 115 μ であった（表2）．退化卵細胞は個体によってはかなり多く，37を数えたものもあったが，普通は10個内外である（表8）．

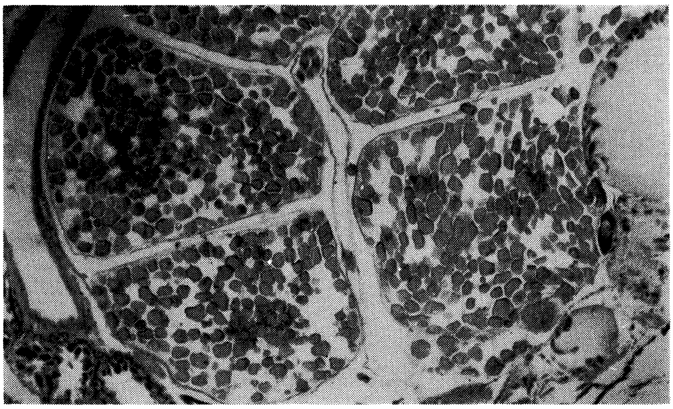

図1 排卵された卵が卵巣腔に充満している. ×75

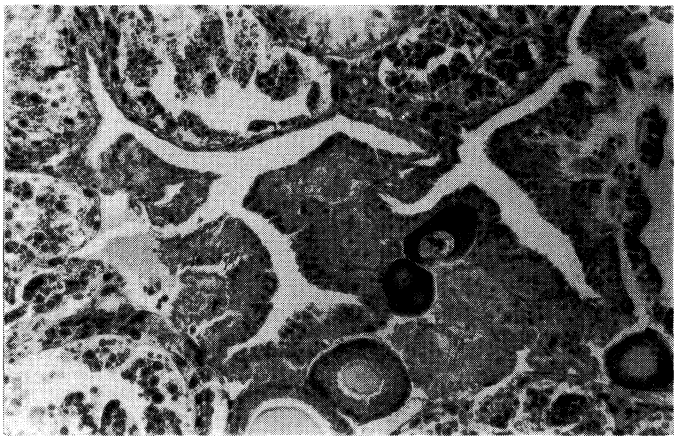

図2 産卵直後の卵巣. 卵巣の腹側は著しく肥厚し，また深くひだおれしている. 排卵後収縮した卵胞，退化卵細胞，卵緒を有する肥大卵母細胞などがみえる. ×100

表2 卵嚢保持個体における卵巣卵の成長

産卵後の日数	観察個体数	各個体における最大卵母細胞の直径 (μ)	平均 (M±σ)
1	12	78.0 - 115.0	92.82 ± 11.73
2	10	83.0 - 126.0	100.90 ± 11.23
6	15	95.0 - 125.6	105.00 ± 7.50
12	11	87.5 - 133.0	109.13 ± 14.15
26 - 30	10	109.0 - 148.1	129.30 ± 12.33
	5*	153.1 - 184.0	160.80 ± 11.23

* 卵細胞に卵黄粒あり（以下同じ）

卵細胞は成長を続け，産卵後26-30日にはその最大のもの直径約184 μ を測る個体があった．直径150 μ 以上の卵細胞には卵黄粒の形成をみた．卵は直径約450 μ で排卵されるから，卵嚢保持個体ではそれまでに，なおかなり卵の成長に日数を要するわけである．

3. 卵細胞の成長にともなう卵核胞，卵黄核，卵黄粒などの大きさの変動

a. 卵核胞

卵核胞は卵細胞の成長にともなって大きくなる（表3）．生殖上皮中にある直径 40 μ 程度の卵細胞では，卵核胞の直径は約 33 μ である．以後卵細胞の成長にともなって成長し，卵細胞の直径 300-400 μ になると，卵核胞は直径平均約 64 μ になる．

卵核胞は排卵後はみえない．それは成熟分裂が始まるからである．排卵後間もなく第1成熟分裂が，次いで産卵間近かに第2成熟分裂が，いずれも卵の表面近くで行なわれる．

b. 卵黄核

卵黄核は卵細胞の直径約 40 μ で，卵細胞の中央にみられる．このころの大きさは直径 5-7 μ である．以後卵細胞の成長にともなって大きくなっていくが，卵細胞の直径 70-90 μ 程度になると，卵黄

表3　卵核胞の大きさ

卵細胞の直径 (μ)	観察個体数	各個体における最大卵母細胞の卵核胞の直径 (μ)	平均 (M±σ)
71 - 90	5	37.5 - 45.0	41.50 ± 3.14
91 - 110	15	38.0 - 50.0	44.68 ± 3.33
111 - 130	12	45.0 - 56.7	49.02 ± 3.33
131 - 150	3	49.6 - 55.4	52.37 ± 2.45
151 - 200	5	50.0 - 60.0	57.10 ± 3.71
201 - 300	4	52.9 - 60.0	57.50 ± 2.74
301 - 400	6	59.6 - 67.5	63.77 ± 2.98

表4　卵黄核の大きさ

卵細胞の直径 (μ)	観察個体数	各個体における最大卵母細胞の卵黄核の直径 (μ)	平均 (M±σ)
71 - 90	30	18.0 - 29.0	23.47 ± 2.95
91 - 110	10	15.0 - 31.0	23.10 ± 3.78
111 - 130	7	21.0 - 27.0	23.43 ± 2.26
131 - 150	2	19.0 - 20.0	19.50 ± 0.50
151 - 200	6	18.0 - 26.0	22.33 ± 2.68
201 - 300	4	18.0 - 24.0	21.50 ± 2.18
301 - 400	3	19.0 - 24.0	22.00 ± 2.16
401 - 500	1	20.0	
501 - 650	3	20.0 - 25.0	23.33 ± 2.35

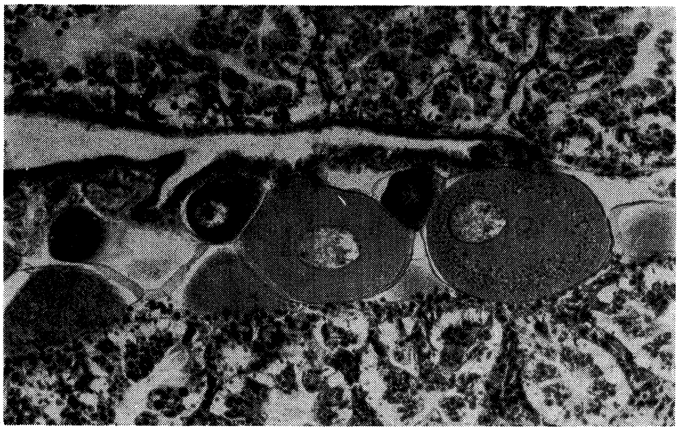

図3 産卵後約4週間の卵巣．卵細胞に卵黄粒が形成されつつある．×140

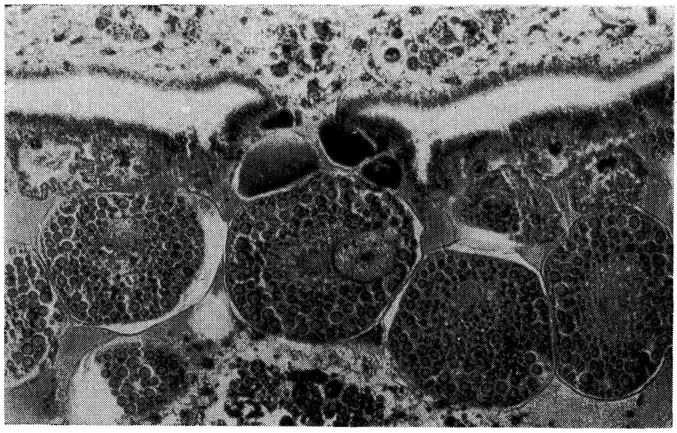

図4 産卵後約4週間の卵巣．卵黄粒の形成進み，それが卵細胞内に充満している．×140

表5 卵黄粒の大きさ

卵細胞の直径 (μ)	観察個体数	各個体における最大卵母細胞の最大卵黄粒の直径 (μ)	平均 (M±σ)
141 - 200	14	2.0 - 10.0	6.93 ± 2.19
201 - 300	8	7.0 - 21.0	11.50 ± 4.09
301 - 400	7	25.0 - 32.0	27.00 ± 2.39
401 - 500	3	33.0 - 35.0	34.33 ± 0.94
501 - 600	4	28.0 - 41.0	36.30 ± 5.12
601 - 700	6	32.0 - 56.0	41.30 ± 8.50

核の直径は 23 μ 程度となり，以後大きくならない（表4）．産出後の卵には，卵黄核は認められない．

c．卵黄粒

卵黄粒は卵細胞の直径がほぼ 150 μ に達すると，まず卵細胞の周辺近くに現われてくる（図3）．それらは卵細胞の成長とともに大きくなっていく（表5）．また数も増していく．卵核胞，卵黄核のまわりにあるものは小さく，卵周辺に近いものは大きい（図4）．しかし卵表近くにも，なお小さな卵黄粒を多数認めることができる．最大の卵黄粒は直径約 640 μ の卵細胞で，直径約 56 μ であった．

4．卵嚢除去個体における卵巣卵の成長

卵嚢を除去したものでは，卵細胞の成長は表6のように進んだ．

実験群(1)で，産卵後6日に調査した4個体のうち1個体の卵巣には，早くも卵黄粒の形成をみた卵細胞があった．以後次第に卵黄粒の形成された卵細胞を有する個体が増えていった．産卵後26-30日のものでは，8個体のうち1個体に，すでに排卵された卵を認めることができた．これらはまもなく産出されるものである．

実験群(2)にも，産卵後26-30日で排卵した1個体を認めた．しかし実験群(3)(4)では，排卵したものを認めることができなかった．これは卵嚢除去の日が遅れると，それだけ卵細胞の成長が遅れ，し

表6　卵嚢除去個体における卵巣卵の成長

産卵後の日数	観察個体数	各個体における最大卵母細胞の直径 (μ)	平均 (M±σ)
	実験群 (1)	産卵後1日に卵嚢除去	
6	3	93.0 - 121.0	110.70 ± 13.12
	1*	202.0	
12	2	118.0 - 144.0	131.00 ± 12.50
	4*	186.0 - 385.0	297.00 ± 79.70
26 - 30	2	100.0 - 114.0	107.00 ± 5.00
	5*	187.0 - 369.0	277.60 ± 66.20
	1*（排卵）	451.0	
	実験群 (2)	産卵後2日に卵嚢除去	
26 - 30	1	122.0	
	4*	189.0 - 224.0	208.50 ± 14.20
	1*（排卵）	476.0	
	実験群 (3)	産卵後6日に卵嚢除去	
26 - 30	3	100.5 - 126.0	114.17 ± 10.27
	2*	153.5 - 197.5	175.50 ± 22.50
	実験群 (4)	産卵後12日に卵嚢除去	
26 - 30	1	114.5	
	3*	173.0 - 365.0	297.33 ± 87.30

たがって産卵も遅れることを示しているもののようである．

5．産卵後における肥大卵母細胞数及び退化卵細胞数

卵嚢除去により卵細胞の成長，成熟が促進されることが分かった．この場合再度産出される卵は，すでに卵緒で卵巣壁につながっている肥大卵母細胞で，そのうちのあるものが急速に成長，成熟したものである．

産卵後1-2日の個体でも，卵巣になおかなり大きい卵細胞をみる（表2）．この場合卵緒により卵巣壁につながっている大小種々の卵細胞を数えてみると，平均150個ほどあり，これらはみな日を追うて大きくなっていくものである．それについて注意すべきは，産卵後4週間たっても，それらの数があまり変わらないこことである（表7）．これはその間，生殖上皮中にある卵母細胞が成長し外方へくびり出されることが，ほとんどないことを示しているもののようである．

卵緒でつながっている卵細胞は，卵嚢を除去すれば，そのあるもの（30-40個程度）が，急速に成長し成熟することは間違いない．言わば不慮の事故に備えて，これだけの数が用意されているわけである．したがって再度産卵しても，なおかなりの卵細胞が残されているから，3度目の産卵も可能なわけである．

次に退化卵の存在に注目しよう．さきに述べたように，産卵直後の卵巣には退化卵がかなり多い．直径 100–180 μ 程度で崩壊し，細胞質は網状をなす．これらは次第に吸収され，産卵後4週間もすれば

表7 卵嚢保持個体における卵母細胞数

産卵後の日数	観察個体数	卵緒を有する卵母細胞の数	平均 (M±σ)
1- 2	10	109-195	153.20 ± 26.38
6	4	141-183	166.75 ± 14.79
12	3	128-253	203.66 ± 48.99
26-30	4	120-214	168.50 ± 33.54

表8 退化卵細胞数

産卵後の日数	観察個体数	退化卵細胞数	平均 (M±σ)
卵嚢保持個体			
1- 2	10	5-37	13.60 ± 9.70
6	10	0-16	6.10 ± 4.90
12	8	0- 2	0.38 ± 0.70
26-30	10	0- 1	0.20 ± 0.40
実験群（1）の卵嚢除去個体			
6	4	14-23	17.25 ± 4.15
12	6	0-37	10.67 ± 12.47
26-30	8	1-23	9.38 ± 7.04

ほとんど見られなくなる（表8）.

ところで面白いのは実験群(1)の場合である（表8）. 対照において産卵後30日もたてば，ほとんど退化卵細胞が無くなるのに，実験群においてはなおかなり退化卵細胞の残留している個体をみた. この残留している退化卵細胞は，産卵直後からのものか，あるいはその後において退化したものか明らかでない.

考察

ある種の鳥では，産んだ卵を取り除くと，補充的に産卵することが古くから知られている. ニワトリがその例で，そのようなものを indeterminate layer という. これに対してハトのように，産卵数が決っていて，たとえ卵を取り除いても，それを補充しない determinate layer がある. 卵を取り除くと補充的に産卵することについては，おそらく脳下垂体ホルモンの分泌が関係しているものと思われる (LEHRMAN, 1961).

コモリグモは前記の実験でも分かるように indeterminate layer であるが，卵嚢除去により再度産卵することについての機構については何ら知られていない. MIYASHITA (1968) は卵嚢を取り除くとクモの摂食量が急激に増加し，やがて産卵することをみている. これは次の産卵に備えて，栄養を十分にとっておくことが必要だからであろう.

DYKE and LOWRIE (1975) によると，コモリグモの活動は，気温，降水量，湿度などに影響されるところが大きい. 気温高く（30℃以上），降水量少なく，したがって湿度の低い夏には，川畔に *Pardosa ramulosa*（北米産）の姿をあまり見かけない. しかし秋，気温が下がり（20℃位），湿度が高くなってくると，多数見られるようになる. ウヅキコモリグモでも盛夏，野外で卵嚢を着けているものをほとんど見ないのは，*P. ramulosa* の場合と同様，気象条件によって徘徊活動が低下し，したがって捕食量の減少を来たし，そのため産卵するものが少ないのかも知れない.

それにしても再度産卵の誘起が，単にクモの摂食量増加だけによるものか，それともそれ以外に，神経分泌ホルモンのごときものが関係しているかどうか，今後研究を要する問題である.

卵嚢除去により卵細胞の成長は大いに促進される. ところで表6をみると，産卵後一両日中に卵嚢を除去しても，排卵までに早いものでも4週間はかかっている. 表1によると多くの場合，再度産卵には3週間ほどしかかかっていない. 早いものでは2週間ほどで産卵している. この差は奈辺にあるか明らかでないが，摂食量がこれに関係していることも考えられる.

産卵数は初回よりも次回の方が少ない. 卵の孵化率も初回よりも次回の方が低い. MIYASHITA (1969) はウヅキコモリグモを飼育，観察し，ある雌は2度，時として3度も産卵したことを認めている. 産卵数は初回 60.1±17.0 (13例)，次回 38.5±19.8（4例），3回目 34（1例）であった. 3回目のもので孵化したものは1匹もなかった.

産卵直後でも卵巣には，卵緒を有する大小の卵母細胞が百数十個もある（表7）. 卵嚢が除去されると，これらのうちあるものが，急速に成長し成熟する. これだけの数があれば，多少退化するものがあっても，2度，3度の産卵には十分間に合うのである.

ただ2度，3度の産卵になると，卵の孵化率が低下してくる. これはおそらく度重なる産卵のため，受精嚢に貯えられていた精子が少なくなるからであろう. したがって孵化率を上げるためには，再び交尾して精子を十分用意することが必要になってくる.

要　　約

1.　産卵後一両日中にウヅキコモリグモの持っている卵嚢を取り除いたら，3週間ほどで再び産卵した．初回の産卵数は平均約50個，次回のそれは約33個であった．

2.　卵嚢保持個体における肥大卵母細胞の大きさは，産卵後約4週間で直径約184 μ に達したものもあったが，排卵したものはなかった．産卵後一両日中に卵嚢を除去したものでは，産卵後約4週間で，肥大卵母細胞は直径約476 μ に達したものがあり，直径450 μ 以上のものは排卵されていた．

3.　卵核胞は卵細胞の成長とともに大きくなる．直径約40 μ の卵細胞において直径約33 μ であるが，排卵までに直径約67 μ に達する．

4.　卵黄核も卵細胞の成長とともにある程度大きくなる．卵細胞の直径70-90 μ で，その直径平均約23 μ であるが，それ以後排卵までその大きさにとどまる．

5.　卵黄粒は卵細胞の直径約150 μ 以上で形成され，卵細胞の成長とともに大きさを増す．排卵時，最大のものの直径約35 μ，産出卵において最大のものの直径約56 μ であった．

6.　卵巣には初回産卵後，なお平均150個ほどの卵緒を有する卵細胞が残されている．卵嚢が除去されると，それらのうちあるものが急速に成長し成熟する．

7.　退化卵細胞は産卵直後には十数個あるも，次第に吸収され，3-4週間後にはほとんどなくなる．

文　　献

DYKE, D. VAN and D. C. LOWRIE, 1975. Comparative life histories of the wolf spiders *Pardosa ramulosa* and *P. sierra* (Araneae: Lycosidae). *Southwestern Naturalist*. **20**: 29–44.

LEHRMAN, D. S., 1961. Hormonal regulation of parental behavior in birds and infrahuman mammals. In "*Sex and Internal Secretions*" edited by W. C. YOUNG. **2**: 1268–1382.

MIYASHITA, K., 1968. Quantitative feeding biology of *Lycosa T-insignita* BOES. et STR. (Araneae: Lycosidae) *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., Ser. C*, **22**: 329–344.

―――――, 1969. Seasonal changes of population density and some characteristics of overwintering numph of *Lycosa T-insignita* BOES. et STR. (Araneae: Lycosidae). *Appl. Ent. Zool.*, **4**: 1–8.